

**ETUDE DE LA CROISSANCE POST-EMBRYONNAIRE DE *ENALLAGMA*
VERNALE GLOYD (ZYGOPTERA: COENAGRIONIDAE): DISCUSSION
SUR LES PHASES DE CROISSANCE**

D. RIVARD¹ et J.-G. PILON²

¹ Center for Quantitative Science, University of Washington,
15th N.E., Seattle, Washington 3737, United States

² Département des Sciences biologiques, Université de Montréal,
C.P. 6128, Montréal, Québec H3C 3J7, Canada

Reçu et accepté le 25 octobre 1977

ALLOMETRIC GROWTH OF *ENALLAGMA VERNALE* GLOYD (ZYGOPTERA: COENAGRIONIDAE): EVIDENCE FOR THE PRESENCE OF DISTINCT GROWTH PHASES – Analysis of data obtained from laboratory rearing indicates the existence of two distinct phases on the allometric axes describing growth of *E. vernale*. The importance of these phases in the development of morphological structures is stressed.

INTRODUCTION

La croissance des Odonates est un phénomène complexe, résultat d'une longue adaptation à un milieu le plus souvent variable et rigoureux. Sans tenir compte des problèmes occasionnés par la disponibilité de la nourriture et par les mutilations accidentelles des larves, les études de croissance sont souvent obscurcies par une multitude de mécanismes intrinsèques de régulation tels (1) diapause embryonnaire ou larvaire, (2) différenciation de plusieurs types de développement (SCHALLER, 1961; PELLERIN & PILON, 1977, RIVARD & PILON, 1977) et (3) existence de phases de croissance distinctes au cours du développement larvaire (PELLERIN & PILON, 1977). Dans un article antérieur (RIVARD & PILON, 1977), nous discutons la différenciation des types de développement au cours de la croissance de *Enallagma vernale* Gloyd et décrivons les modalités d'un mécanisme intrinsèque de régulation de la taille des imagos.

Exerçant un contrôle rigoureux de la taille des larves à la fin du développement larvaire, ce mécanisme de régulation explique l'homogénéité des populations imaginaires en ce qui a trait à la taille des individus. Dans le présent article, nous présentons une étude de l'allométrie de croissance globale chez *E. vernale*. Nous attachons une importance particulière à l'étude des phases de croissance, chaque phase étant caractérisée par un taux de croissance relative particulier et englobant généralement plusieurs stades (MAYRAT, 1964). Par définition, la mue qui révèle un changement de phase s'appelle mue critique tandis que le stade qui précède cette mue prend le nom de stade critique. Cependant, il est important de noter que les changements de phase ne coïncident pas forcément avec les mues.

Considérant les études en cours chez différentes espèces d'Odonates, nous pouvons émettre quatre hypothèses comme point de départ pour étudier l'allométrie de croissance globale chez les Zygoptères:

- (1) Il n'y a qu'une seule loi d'allométrie de croissance globale pour tout le développement larvaire.
- (2) Il existe deux phases, i.e. deux lois d'allométrie de croissance globale:
 - (a) le stade critique prend place juste avant l'apparition des gonapophyses internes et antérieures.
 - (b) le stade critique est l'avant-dernier stade larvaire ou prend place au moment de la diapause.
- (3) Il existe trois phases, (2a) et (2b) déterminant l'emplacement des deux stades critiques.
- (4) Les lois d'allométrie de croissance globale varient d'un stade à l'autre et il n'existe pas de loi d'allométrie simple pour décrire la croissance larvaire.

Au point de vue fonctionnel, il est possible que l'hypothèse (4) fournisse le modèle qui s'approche le plus de la réalité, la croissance étant le résultat d'un équilibre hormonal complexe. Cependant, au point de vue descriptif, il n'y a aucun avantage à retenir cette hypothèse puisque seuls les changements s'effectuant à certaines périodes dites "critiques" sont vraiment importants biologiquement et significatifs statistiquement. Le présent travail est donc consacré à l'étude des trois premières hypothèses.

MATERIEL ET METHODE

Les techniques d'élevage qui nous ont permis d'entreprendre cette étude ont été décrites en détail par PELLERIN & PILON (1975). Les données proviennent d'un élevage de *Enallagma vernale*, réalisé sous des conditions de température et d'illumination contrôlées (RIVARD & PILON, 1977). Cette étude est ainsi basée sur un échantillon de quatre-vingt (80) individus parvenus au stade imaginal.

L'étude biométrique de la croissance est basée sur les mesures effectuées sur les caractères suivants: longueur du fémur métathoracique (F3), du mentum (M),

des étuis alaires mésothoraciques (EA2), largeur de la capsule céphalique (CC) et longueur de la lamelle caudale dorsale (LC). Ces cinq caractères ont été utilisé pour former le vecteur suivant: [F3 CC M LC EA2]. L'analyse statistique s'effectue en fait sur le vecteur des données transformées, i.e. [f3 cc m lc ea2] où $f3 = \log F3$, $cc = \log CC$, etc., la transformation logarithmique (base 10) rendant les résultats indépendants de l'ordre de grandeur des variables.

RESULTATS

Les courbes de croissance absolue du mentum et des étuis alaires mésothoraciques (Fig. 1) mettent bien en évidence le fait que le taux de croissance est variable suivant les caractères étudiés. A priori, ces courbes de croissance nous apparaissent continues et semblent obéir à une fonction puissance.

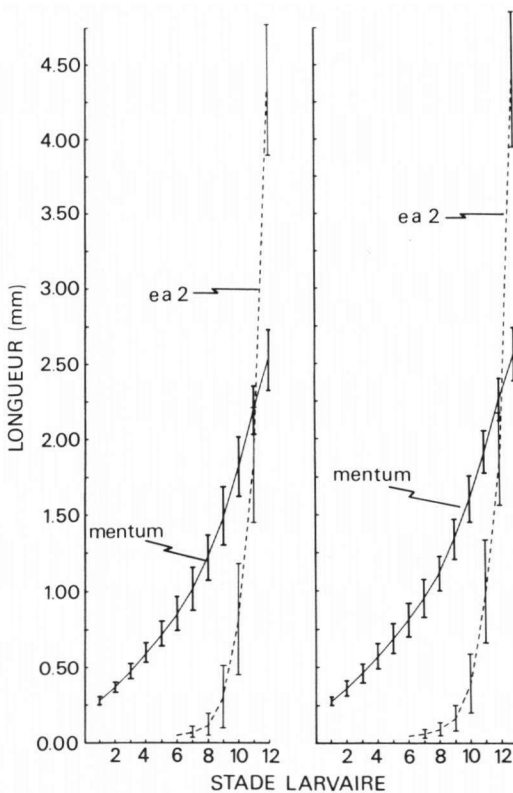


Fig. 1. Courbe de croissance absolue du mentum et des étuis alaires mésothoraciques pour les types de développement à 12 et 13 stades. Les segments verticaux représentent l'intervalle de confiance des mesures individuelles pour chacun des stades (seuil de probabilité de 0.01).

Les taux d'accroissement (rapport entre les tailles de deux stades consécutifs) ou taux de croissance absolue sont présentés pour les différents caractères étudiés (Fig. 2). Leur étude révèle qu'il existe également une forte variation du taux de croissance absolue tout au long du développement larvaire. On observe au début une diminution marquée du taux de croissance; du septième au neuvième ou dixième stade, il y a une légère augmentation puis, pour quelques variables (F3, M et CC), une retombée du taux d'accroissement, surtout marquée au dernier stade. Par rapport aux larves de type 12, les individus de type 13 ont un taux de croissance égal ou inférieur pendant la majeure partie du

développement.

Ces observations s'opposent à la règle de Dyar, qui veut que le taux de croissance absolue soit constant pour une espèce donnée. Chez les organismes où ce taux est vraiment constant, il existe de fortes variations de taille: chez les larves de *Dytique* et de *Notoecte*, par exemple, le taux d'accroissement en taille à la mue est remarquablement constant et le nombre de stades est fixe, mais le poids final peut varier presque de 1 à 10 suivant la nourriture que la larve a eue à sa disposition (MAYRAT, 1964). Enfin, les taux de croissance absolue sont difficiles à interpréter du fait qu'ils varient beaucoup d'un caractère à un autre, d'un stade à l'autre, suivant les types de développement et les conditions ambiantes; les renseignements qu'on peut en tirer demeurent le plus souvent douteux.

D'autre part, les courbes de croissance relative (allométrie) sont moins influencées par les conditions du milieu extérieur et permettent de mettre en évidence certaines influences intrinsèques (hormonales, génétiques, etc.). Ces derniers facteurs nous intéressent plus spécialement car ils font souvent apparaître, au cours du développement, des phases particulières, plus ou moins distinctes. La détermination précise de l'emplacement d'un changement de phase est un travail délicat et ne peut se réaliser qu'avec l'analyse simultanée de la courbe de croissance relative de plusieurs organes. Pour éviter toute subjectivité, il est cependant préférable d'y associer une analyse statistique détaillée. Dans notre cas, nous avons utilisé l'analyse des valeurs résiduelles (DRAPER & SMITH, 1966) pour décider du nombre de phases réglant la croissance. Cette méthode se base sur le fait que, lorsque le modèle choisi est satisfaisant, les valeurs résiduelles sont indépendantes et distribuées avec une moyenne égale à zéro (0) et une variance égale à σ_e^2 (Fig. 3). Dans certains cas, il est également possible d'associer une probabilité à la distribution observée. Suivant la Figure 3,

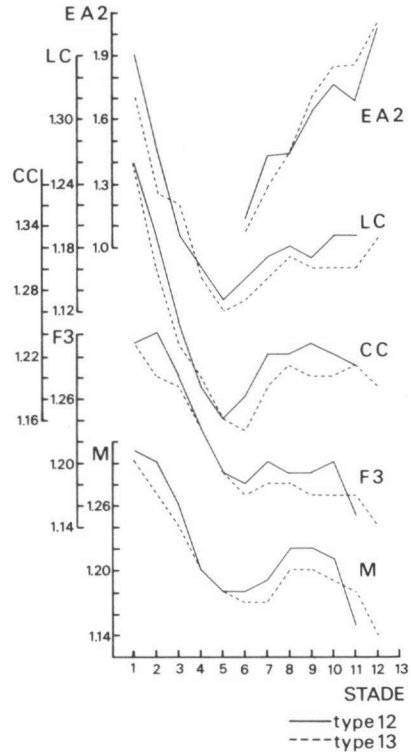


Fig. 2. Variation du taux d'accroissement à la mue (en ordonnée) au cours du développement larvaire pour les caractères suivants: mentum (M), fémur métathoracique (F3), capsule céphalique (CC), lamelle caudale dorsale (LC), étuis alaires mésothoraciques (EA2).

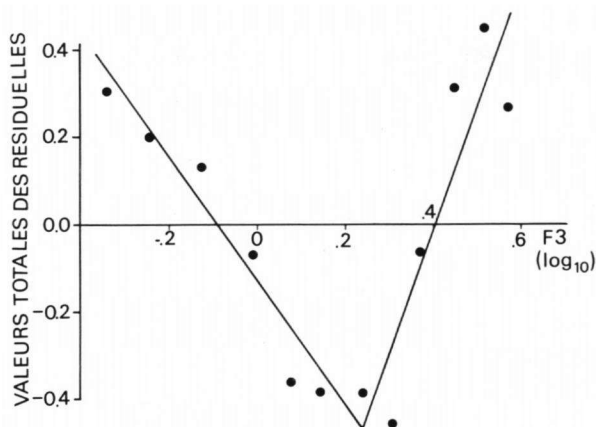


Fig. 3. Graphique représentant la somme des valeurs résiduelles à chacun des stades en fonction de la valeur moyenne du fémur métathoracique ($N = 30$ pour chaque stade). Les valeurs résiduelles ne sont pas indépendantes, comme l'indique la présence des deux droites de régression.

nous observons la distribution suivante pour la somme des valeurs résiduelles à chacun des stades: (+ + +) (— — — — —) (+ + +). Si on assume que cette distribution est aléatoire, il ressort qu'une telle distribution de trois séries de signes n'apparaît que dans 1.3% des cas. Ainsi il est peu probable qu'elle soit due au hasard et nous rejetons cette hypothèse au seuil de probabilité habituel de 5%. Cette analyse suggère qu'il y a deux tendances linéaires, d'où l'idée de faire passer deux axes d'allométrie de croissance globale au lieu d'un seul. Il y a donc deux phases de croissance distinctes chez *E. vernale*. La superposition des courbes de croissance relative des différents types de développement indique que la taille moyenne où se produit le changement de phase se rapproche du vecteur moyen suivant: [2.00 1.41 1.10 3.75 0.41]. Pour les individus de type 12, le stade critique est donc le stade 7, tandis que pour les individus de type 13, c'est le stade 8. Il est intéressant de noter que cette période du développement larvaire est marquée d'une augmentation sensible du taux de mortalité (Fig. 4).

Les méthodes de calcul des axes de phase sont les mêmes que pour les axes d'allométrie de stade (RIVARD & PILON, 1977). Ici, le coefficient de corrélation est particulièrement élevé et l'axe majeur donne une estimation très voisine de celle obtenue avec les droites de régression. Pour les individus de type 12 (Fig. 5), la première phase est décrite par la droite suivante (axe majeur):

$$\frac{f3 - 0.00618}{0.53371} = \frac{cc + 0.08065}{0.51737} = \frac{m + 0.20951}{0.50543} = \frac{lc - 0.36697}{0.43820}$$

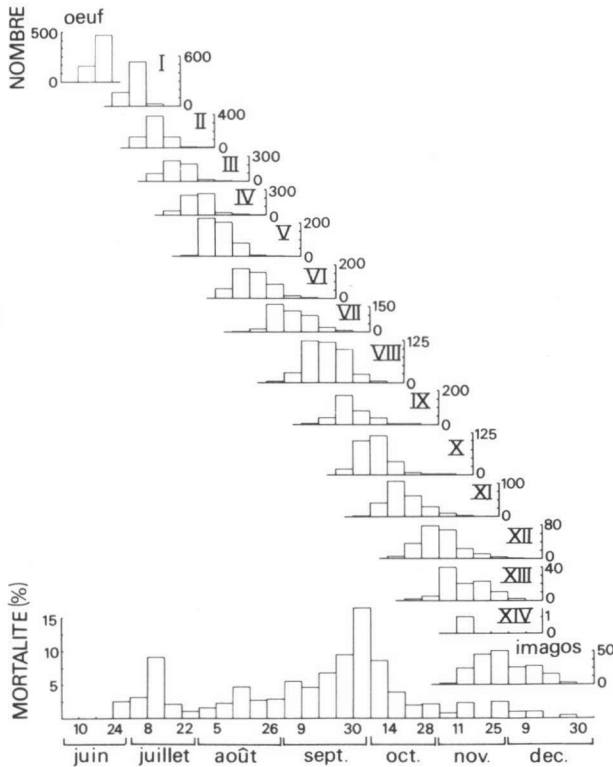


Fig. 4. Histogrammes de fréquence du taux de mortalité et des mues observées au cours de l'élevage des larves réalisé sous des conditions de température et d'illumination contrôlées.

Cette droite explique 99.51% de la dispersion des valeurs individuelles dans les quatre dimensions impliquées (effectif: $N = 250$). Pour la seconde phase (cinq derniers stades), l'allométrie de croissance globale est décrite de la façon suivante:

$$\frac{f3 - 0.46245}{0.23452} = \frac{cc - 0.39574}{0.27787} = \frac{m - 0.25374}{0.25503} = \frac{lc - 0.76048}{0.23324} = \frac{ea2 - 0.13565}{0.86507}$$

Cette dernière équation explique 99.48% de la variation de l'échantillon ($N = 216$). Pour les individus de type 13 (Fig. 6), une première droite d'allométrie de croissance globale est valable pour les huit premiers stades ($N = 231$; 99.56% de la variation totale):

$$\frac{f3 - 0.02546}{0.53926} = \frac{cc + 0.05856}{0.51225} = \frac{m + 0.19011}{0.50953} = \frac{lc - 0.37753}{0.43263}$$

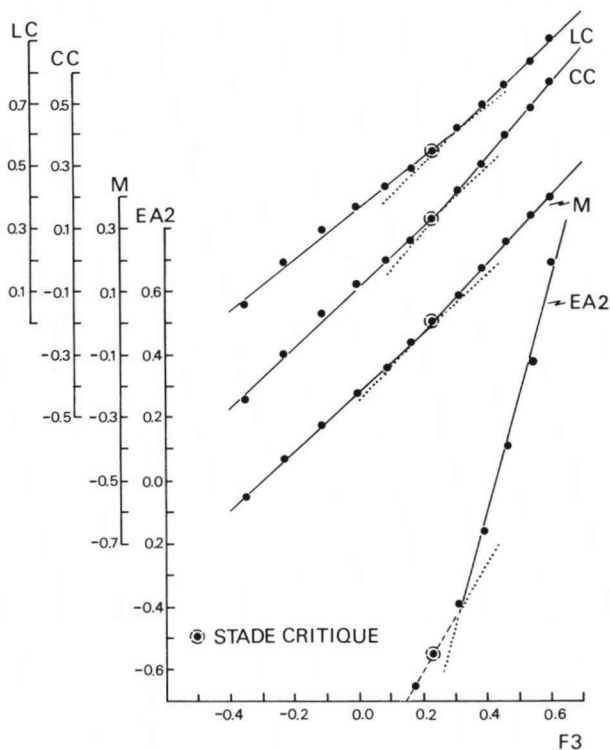


Fig. 5. Courbes de croissance globale (type 12) mettant en évidence le stade critique et les points anguleux déterminant le changement de phase. Les points fonceés représentent les valeurs moyennes calculées pour chacun des stades larvaires. Les axes de phase ont été tracés à partir des équations présentées dans le texte. Coordonnées logarithmiques.

Pour les stades suivants, l'allométrie de croissance globale est plutôt décrite par l'axe majeur suivant (99.51% de la variation; $N = 170$):

$$\frac{f3 - 0.48092}{0.23335} = \frac{cc - 0.41383}{0.27528} = \frac{m - 0.27333}{0.24969} = \frac{lc - 0.77628}{0.23699} = \frac{ea2 - 0.17720}{0.86675}$$

Au point de vue biologique, il est cependant légitime de penser que la variation intraspécifique du taux de croissance relative globale est le plus souvent minimisée par des mécanismes intrinsèques de régulation et qu'une seule loi d'allométrie est suffisante pour décrire la croissance de l'espèce. Il existe, dans notre cas, un angle de $0^{\circ} 38'$ entre les axes de la phase I des deux types de développement étudiés et un angle de $0^{\circ} 28'$ entre les axes de la phase II. Ainsi, en pratique, une seule droite d'allométrie a été retenue pour décrire l'espèce;

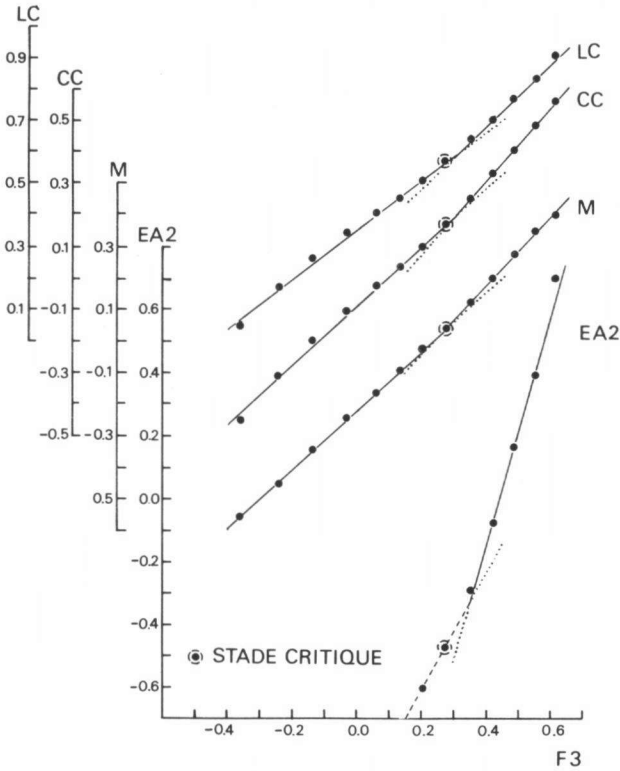


Fig. 6. Courbes de croissance globale (type 13) mettant en évidence le stade critique et les points anguleux déterminant le changement de phase. Les points foncés représentent les valeurs moyennes calculées pour chacun des stades larvaires. Les axes de phase ont été tracés à partir des équations présentées dans le texte. Coordonnées logarithmiques.

celle-ci, comme nous le verrons, s'ajuste parfaitement aux données originales. L'équation suivante décrit donc l'allométrie de croissance globale pour la phase I chez l'ensemble des individus (types 12, 13 et 14):

$$\left[\frac{F3}{0.988} \right]^{1.865} = \left[\frac{CC}{0.813} \right]^{1.939} = \left[\frac{M}{0.603} \right]^{1.975} = \left[\frac{LC}{2.267} \right]^{2.293}$$

Cette équation explique 99.48% de la variation totale (N = 452). Pour la phase II, l'allométrie de croissance globale est plutôt décrite par l'équation suivante (99.41% de la variation totale; N = 350):

$$\left[\frac{F3}{3.087} \right]^{4.361} = \left[\frac{CC}{2.666} \right]^{3.670} = \left[\frac{M}{1.921} \right]^{4.085} = \left[\frac{LC}{6.113} \right]^{4.293} = \left[\frac{EA2}{1.652} \right]^{1.148}$$

A partir de ces équations, l'hypothèse de croissance isométrique a été vérifiée par la méthode de T.W. Anderson (MORRISON, 1967); l'hypothèse d'isométrie est rejetée pour l'ensemble des caractères ($P \ll 0.001$). Nous avons également éprouvé et rejeté l'hypothèse d'isométrie pour la croissance du mentum et de la capsule céphalique dans la phase I: $\chi^2_{(1)} = 20.98$ ($P < 0.01$). De la même façon, nous avons rejeté l'hypothèse de croissance isométrique entre la lamelle caudale et le fémur métathoracique dans la phase II: $\chi^2_{(1)} = 7.06$ ($P < 0.01$).

Ainsi les courbes d'allométrie de croissance globale établies à l'aide de l'axe majeur semblent décrire de façon satisfaisante la mesure de tendance centrale

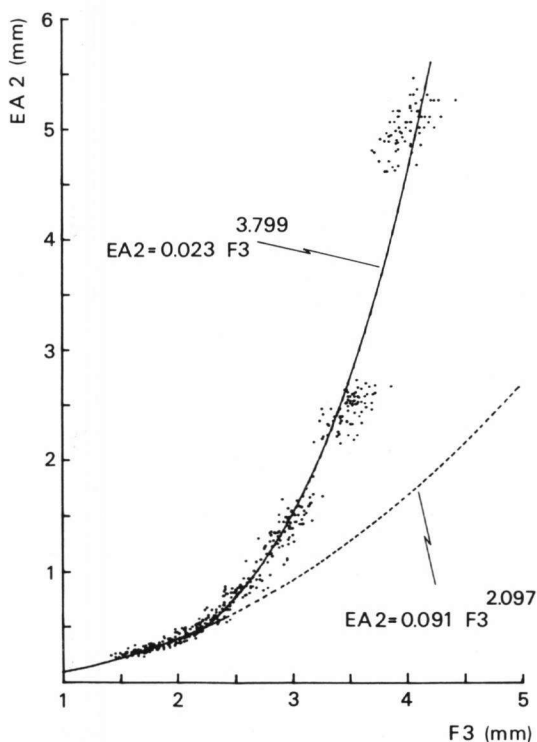


Fig. 7. Courbe de croissance relative globale du fémur métathoracique et des étuis alaires mésothoraciques (incluant tous les types de développement). Coordonnées arithmétiques.

que nous cherchions à obtenir. Fait intéressant à noter, la brisure représentant le changement de phase sur les axes de croissance globale est moins facile à localiser lorsque les données sont présentées sous la forme arithmétique; lorsque le taux de croissance globale est très différent pour les deux caractères utilisés, le changement de phase est alors plus facile à déceler (Fig. 7). Sur cette figure, la courbe hachurée représente ce que donnerait la croissance relative du fémur métathoracique et des étuis alaires mésothoraciques si le changement de phase n'avait pas lieu. Ces phases de développement représentent donc un phénomène important de la croissance larvaire.

DISCUSSION

Quoique le taux d'accroissement à la mue soit fort variable, le taux d'allométrie de croissance globale est peu ou pas influencé par la différenciation des types de développement. Ainsi une seule courbe de croissance relative est suffisante pour décrire la croissance de l'espèce. Cette courbe est décrite chez *E. vernale* par deux axes de phase dont la jonction détermine un stade critique. Dans une population d'individus de type 12 et 13, ce dernier se place au stade 7 ou 8, soit vers les valeurs moyennes suivantes: $F3 = 2.00$ mm; $CC = 1.41$ mm; $M = 1.10$ mm; $LC = 3.75$ mm; $EA2 = 0.41$ mm. On remarque que les organes entre lesquels le changement de phase est le plus marqué sont ceux pour lesquels les taux d'allométrie diffèrent le plus. La présence de ces phases au cours du développement larvaire est de première importance pour l'espèce, permettant un réajustement de la croissance relative des différents caractères morphologiques en vue de l'émergence. Les transformations morphologiques se manifestant à la mue imaginale indiquent de plus qu'un second changement de phase a lieu à la fin du développement larvaire. Aussi, le dernier stade larvaire doit également être considéré comme un stade critique.

Quoique d'intérêt plutôt descriptif, l'étude de la croissance relative peut également apporter des renseignements intéressants sur les modalités de la croissance. Les changements de phase indiquent en effet des changements dans les équilibres biochimiques et hormonaux réglant la croissance post-embryonnaire. Sur ce point de vue, il est intéressant de comparer ces observations aux résultats obtenus au cours de l'étude de l'allométrie de stade chez *E. vernale* (RIVARD & PILON, 1977). Ainsi il apparaît que la phase II du cycle biologique correspond à la période pendant laquelle les mécanismes intrinsèques de contrôle entrent en action pour diminuer la tendance de variation de taille des individus. Au point de vue morphologique, la phase I est caractérisée par l'acquisition du nombre final d'articles tarsaux et de segments antennaires tandis que la phase II est caractérisée par le développement des gonapophyses et des étuis alaires. De plus amples travaux sur le contrôle endocrinien de la mue et de la croissance post-embryonnaire sont nécessaires pour préciser la nature de ces mécanismes intrinsèques de régulation chez les Odonates.

REMERCIEMENTS

Ce travail fait partie d'un projet de recherche sur les Odonates du Québec, subventionné conjointement par le Conseil National de Recherche du Canada et le Ministère de l'Éducation du Québec. Nous remercions également Monsieur P. PELLERIN pour l'aide apportée au cours de cette étude.

BIBLIOGRAPHIE

- DRAPER, N.R. & H. SMITH, 1966. *Applied regression analysis*. John Wiley, New York.
- MAYRAT, A., 1964. Croissance et développement chez les Crustacés. Leur étude biométrique (avec quelques remarques sur les insectes). *Mém. Inst. fr. Afr. noire* 77: 502-643.
- MORRISON, D.F., 1967. *Multivariate statistical methods*. McGraw-Hill, New York.
- PELLERIN, P. & J.G. PILON, 1975. Cycle biologique de *Lestes eurinus* Say (Odonata: Lestidae), méthode d'élevage en milieu conditionné. *Naturaliste can.* 102: 643-652.
- PELLERIN, P. & J.G. PILON, 1977. Croissance des larves de *Lestes eurinus* Say élevées en laboratoire (Zygoptera: Lestidae). *Odonatologica* 6 (2): 83-96.
- RIVARD, D. & J.G. PILON, 1977. Etude de la variation intra-stade au cours du développement larvaire de *Enallagma vernale* Gloyd (Zygoptera: Coenagrionidae): discussion sur le mécanisme de différenciation des types de développement. *Odonatologica* 6 (3): 181-198.
- SCHALLER, F., 1961. *Etude du développement post-embryonnaire d'Aeschna cyanea* Müll. Thèse Doct. Univ. Strasbourg.